

С. И. АЛИХАНЫН и Ф. М. ПОЛКАНОВ

ВРЕМЯ РАЗВИТИЯ ПРИЗНАКА *CURLY* У *DROSOPHILA*
MELANOGASTER

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 26 V, 1947)

Доминантная мутация *Curly* у *Drosophila melanogaster* хорошо известна всем генетикам. Она была найдена в 1918 г. и описана Leonore Word (1). Мутация *Curly* возникла одновременно с инверсией во II хромосоме. В гомозиготном состоянии она летальна.

Признак *Curly* выражается в сильной закрученности крыльев, достигающей до такой степени, что крыло, завернувшись вверх, образует в очень резко выраженных случаях подобие трубочки.

Мы заметили, что выражение признаков *Curly* зависит от температуры, при которой выращиваются мухи. Все мухи *Curly* дают при данной температуре однообразное и стойкое выражение. Под влиянием понижения температуры признак претерпевает изменения, которые направлены либо в сторону усиления закрученности, либо, наоборот, в сторону распрямления крыла.

Так как оценка степени закрученности крыла может оказаться субъективной, мы приняли для сравнения два качественных состояния крыла, а именно: состояние нормального выражения признака *Curly*, когда мухи лишены способности летать и могут лишь ползать, и такую

Таблица 1

Температурные условия	Стадия развития при данной температуре	Число наблюд. мух	Степень закрученности (класс)		Примечание
			♀ ♀	♂ ♂	
26 ± 1° C	Все развитие от яйца до imago	496	I	I	Оптимальное проявление признака Мухи не летают
	16 ± 2° C	Яйцо — личинка	549	I	
9 ± 2° C	Ранняя куколка (7—8 дней)	5.3	0	0	Крылья закручены сильнее Мухи не летают Крылья выпрямляются Все мухи летают Мухи не летают
	Поздняя куколка (9 дней)	1923	III	IV	
	Яйцо — личинка	626	I	I	
	Ранняя куколка (7—8 дней)	172	0	0	
	Поздняя куколка (9 дней)	98	III	IV	Все мухи летают

степень закрученности крыла, когда мухи свободно летают. Для большей детализации мы чисто условно разбивали степень закрученности крыла на четыре класса: I класс — степень выражения признака Curly при оптимальной температуре, IV класс — полностью развернувшиеся крылья, и II и III классы — промежуточные между ними. Кроме того, мы выделили нулевой класс, к которому отнесены мухи с усилением степени выражения признака.

Из табл. 1 видно, что чувствительным периодом признака Curly является стадия поздней куколки, причем падение температуры ниже 16° С не усиливает изменения закрученности: эффект изменения под влиянием 16 и 9° одинаков.

Наконец, из табл. 1 можно сделать вывод о наличии второго чувствительного периода: снижение температуры на стадии ранней куколки приводит к противоположному эффекту, а именно к более резкому проявлению признака Curly, т. е. к еще большей закрученности крыла.

Было также выяснено, что влияние температуры на 9-дневную куколку можно в свою очередь дифференцировать по времени. 9-дневные куколки за 6 час. до вылупления мухи дают почти стопроцентное изменение выражения признака при воздействии пониженной температурой, воздействие же на куколок моложе на 3 часа снижает проявление изменений и, наконец, у куколок моложе на 6 час. признак вовсе не изменяется под влиянием пониженной температуры (табл. 2). Таким образом, эффективной стадией куколки, на которой признак под действием пониженной температуры изменяется в сторону раскручивания крыла, являются часы, предшествующие вылуплению.

Таблица 2

Возраст	Число мух	
	летающих	нелетающих
9-дневные, за 12 час. до вылупления	—	321
9-дневные, за 9 час. до вылупления	65	163
9-дневные, за 6 час. до вылупления	384	11

Таблица 3

Генотип	Число мух	
	нелетающих	летающих
Cy/SBr	41	1500
Cy/L	382	42
Cy/L ₂	173	270
Cy/SBr $\frac{c. i.}{c. i.}$	7	233
Cy/N (Сухуми)	9	864
Cy/N (Анапа)	20	346

Далее мы исследовали вопрос о влиянии генотипа на выражение признака Curly. Нужно было выяснить, насколько выражение признака Curly устойчиво и возможен ли сдвиг степени его выражения при изменениях генотипа. С этой целью в линию Curly вводился ряд мутаций. Результаты этих экспериментов сведены в табл. 3 (эксперименты проведены при температуре 16 ± 2° С).

Бросаются в глаза результаты замены хромосомы SBr хромосомой с доминантными мутациями L и L₂. Аллель Lobe делает очень стойким признак, не изменяя формы крыла, тогда как другой аллеломорф (L₂) дает промежуточную картину влияния на выражение признака, а другие гены, введенные в генотип Cy, не изменяют характера поведения мутации Cy под влиянием изменяющихся температурных условий.

Таким образом, выражение признака Cy есть результат взаимодействия наследственных факторов и внешней среды. Как же можно объяснить результаты, полученные выше? Ответ на этот вопрос мы частично получим, рассмотрев табл. 4.

Данные табл. 4 показывают, что можно получить один и тот же результат либо введением в Cy/SBr вместо SBr другой хромосомы, либо

Таблица 4

	Л и н и и				
	la(2)g/CySp	Cy/SBr	с. l. с. i.	Cy/SBr	Cy/L ₂
Температура, при которой мухи начинают летать (IV класс) . . .	21 ± 1°C	20 ± 1°C	19 ± 1°C	16 ± 1°C	14 ± 1°C
Степень выражения признака (класс) при 26° С	II	II	I	0	0

изменением температуры (ср, табл. 1). Общим между этими двумя факторами — внутренним и внешним — оказываются темпы развития. Снижая температуру на определенной стадии развития, мы искусственно замедляем развитие *Drosophila*. Такую же задержку мы наблюдали у *Drosophila* в результате изменения генотипа. Культура Cy/L развивается дольше, чем Cy/SBr, развивается быстрее, чем Cy/L₂, и т. д. по таблице.

При оптимальной температуре (26° С) L и L₂ действуют так же, как и понижение температуры (до 16°) на стадии ранней куколки в линии Cy/SBr, а другие две линии дают при 26° эффект, подобный эффекту при понижении температуры (до 16°) на стадии поздней куколки в линии Cy/SBr.

Таким образом, решающую роль в выражении признака Cy играет время развития признака. Каждый признак требует для своего оптимального развития определенного срока. Сокращение или удлинение этого срока меняет форму проявления того или иного мутантного признака. Таким образом, изменение срока развития организма приводит к различной степени проявления признака, обусловленного определенным геном. Тем самым, наряду с так называемым чувствительным периодом, мы устанавливаем фактор, определяющий выражение генотипически обусловленного признака — фактор времени развития признака.

Несомненно, что речь идет о задержке развития мухи на определенной стадии, т. е. на стадии поздней куколки, когда, видимо, происходит закладка той особенности крыла, которая обуславливается геном Cy.

Можно допустить, что гены L и L₂ также задерживают развитие мухи на данной ранней стадии куколки, а ген с. i. и линия In (2) g/CySp — на стадии поздней куколки.

Вероятно, можно подобрать и другие мутации с подобным эффектом.

Выводы. Нам удалось установить: 1) зависимость выражения мутации Curly в гетерозиготном состоянии, без участия каких-либо специальных модификаторов, от температуры; 2) наличие двух чувствительных периодов формирования признака: первого чувствительного периода на стадии поздней куколки (9-й день развития) и второго чувствительного периода на стадии ранней куколки (7-й день развития); 3) продолжительность чувствительного периода, длящегося несколько (6—8) часов; 4) влияние мутации L и L₂ на выражение признака Curly; 5) аналогию влияния мутаций и понижения температуры, приводящих к общему удлинению сроков развития мухи *Drosophila melanogaster* на определенных стадиях. Исходя из этого, мы выдвигаем положение о факторе времени развития признака, определяющем выражение признака.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Поступило
26 V 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ Leonore Word, Genetics, 8, No. 3 (1923).